动 物 学 研 究 2005, Oct. 26 (6): 659－665 CN 53－1040/Q ISSN 0254－5853
Zoological Research

青海北部高寒草甸雀形目鸟类繁殖生态学的研究进展

赵 亮[1,*]，张晓爱[1]，刘泽华[2]
（1. 中国科学院西北高原生物研究所，青海 西宁 810001；2. 青海师范大学 生命和地理资源学院，青海 西宁 810008）

摘要：从鸟巢特征、巢址选择、窝卵数、育幼行为、雏鸟生长发育、繁殖生产力以及繁殖对策等方面，对青藏高原高寒草甸雀形目鸟类繁殖生态学进行了综合分析与评述。高寒草甸雀形目鸟类受适合繁殖季节长度、食物资源和捕食压力的影响，或选择逐步投资对策，或选择一次投资对策；每个种群的常见窝卵数就是最适窝卵数；雏鸟的发育模式相对固定，不存在补偿性生长，但是生长期长度是可变化的。①研究亲－子通讯行为的进化和稳定性，提出适应高寒草甸雀形目鸟类的亲－子间的通讯行为假设；②建立在巢环境特征变化梯度（开放到封闭）上的生命表，找出决定适合度的生命表参数（繁殖率和存活率）的因果关系；③测定在巢环境特征变化梯度上的生态领域变化将是未来研究的3个方向。

关键词：青藏高原；雀形目鸟类；繁殖生态学
中图分类号：Q959.739；Q958.527；Q959.739.08 **文献标识码**：A **文章编号**：0254－5853（2005）06－0659－07

Breeding Ecology of Passerine Birds in Alpine Meadows of Northern Qinghai

ZHAO Liang[1,*], ZHANG Xiao-ai[1], LIU Ze-hua[2]
(1. *Northwest Institute of Plateau Biology, the Chinese Academy of Sciences, Xining 810001, China;*
2. *College of Life and Geography, Qinghai Normal University, Xining 810008, China*)

Abstract: The reproductive ecology of birds is important in the study of life history evolution centers. We briefly review progress in the reproductive ecology of alpine meadow passerines on the Qinghai-Tibetan plateau, to which we add the published results of our recent study. The current studies includes nest architecture, nest-site selection, the evolution of clutch size, nestling growth, parental care, breeding productivity, and breeding strategy etc. Based on these observations, we hypothesised that (1) the length of the breeding season, food resources and predation are critical for the evolution of passerine reproductive patterns in alpine meadows; (2) that alpine meadow passerines used single-investment and accumulative-investment strategies; (3) that the typical clutch size was actually the most efficient for reproductive purposes; (4) and that the transition from neonate to fledgling passerines is a relatively fixed process as compensatory growth does not appear to occur; (5) and that growth period is volatile. In future studies we propose: (1) to study the evolution and stability of parent-offspring communications, and to determine if the parent-offspring communication is the result of evolutionary trade-offs between visual and vocal signals; (2) to establish a life history table under the gradient of nest habitat; (3) to determine the ecological field under the gradient of nest habitat (from open to closed). Finally, we will try to obtain the transformation table of parent-offspring communication under the gradient of nest habitat and test the trade-offs between visual and vocal signals. Those results will provide more information on diversity, adaptive strategies and of life history of alpine meadow avians, and predict reproduction and life history of birds in response to global changes.

Key words: Qinghai-Tibetan plateau; Passerine birds; Breeding ecology

在生物进化过程中，某一种表现型特征为响应某种环境信号改变而产生变化。当环境中的一种因

收稿日期：2005－06－04；接受日期：2005－07－28
基金项目：国家自然科学基金资助项目（30400058）
* 通讯作者（Corresponding author），E-mail：lzhao@nwipb.ac.cn

子改变时，某种表现特征进化到新的状态；当环境因子回到它原来状态时，该特征也回到原来状态，这一变化过程就是适应。Stearns（1992）认为适应过程与引起有机体的生长、存活和繁殖发生变化的这种信号之间有明确的函数关系，自然选择是解决每种适应分析的技术手段。鸟类繁殖生态学主要研究鸟类繁殖特性对环境（包括生物和非生物）的反应。鸟类繁殖特性是在环境的影响下，历史性适应的结果。它既有遗传性的一面，也有在环境影响下变异的一面。青藏高原高寒草甸具有海拔高、日光充足、辐射强、气温低、昼夜温差大等特点，全年只有冷暖两季，冬季特别漫长（Yang，1982）。植物生长期短，草类矮小，垂直层次发育差，对动物生活有较多限制（Zhang，1982）。然而，面对这样的环境条件，生活在高寒草甸的雀形目鸟类是如何适应和选择的，这是高原鸟类工作者非常关注的问题。

为了回答上述问题，我们对高寒草甸雀形目鸟类的繁殖生态学做了30余载的研究，其范围从适应意义、生活史进化（或行为的分配和权衡）到繁殖和婚配系统（或繁殖对策）；内容包括觅食行为、窝卵数进化、生活史特征、种群动态、群落水平的物种多样性、生态位分割及育幼行为。本文在回顾上述研究内容的基础上，着重就近年来有关的研究结果进行分析论述，使读者全面了解高寒草甸鸟类生态学的现状，为今后的研究奠定坚实的基础。

1 巢

鸟巢既要使亲子安全，也要有一定的保暖和隔热功能。因此，亲鸟在巢址选择上，不仅要考虑其隐蔽性，还要考虑能为胚胎和雏鸟的发育提供适宜的温度，以及能遮风挡雨防止意外事件的袭击。筑巢投入是双亲育幼投入的重要部分（Mertens，1977），因此，筑巢特征和能耗直接反映繁殖活动和行为对环境的适应。巢特征包括巢址、形态、大小、巢材、结构及隔热性能等；筑巢行为包括巢址选择、时间分配、雌雄分工、亲鸟年龄等。这些特征和行为的多样化是生活史特征多样化的重要表征。

1.1 巢特征

笔者收集和分析了青藏高原北部地区的12种常见雀形目鸟巢的分布格局和结构特征，其结果表明，青藏高原的鸟巢可分成地上、地面及地下3种类型，其中地面筑巢种类最多。巢结构特征，有简单到复杂的一系列变化，主要表现：巢形状从浅到深，从开放到封闭；巢材性质从单一的植物性到复合的动植物性；巢材重量从轻到重（Zhang，1982；Zhang & Deng，1991）。在变化谱上的每种巢都有自己的优缺点，选择哪种类型的巢，是由鸟本身的遗传和环境两方面的因素决定的（Zhao & Zhang，2004）。

1.2 巢址选择

Cody（1985）指出，巢址选择是鸟类的一种重要的繁殖行为决策，是栖息地选择的重要组成部分。适合的巢址选择直接影响鸟类繁殖成功与否，特别是对地面筑巢的种类而言，巢邻近地域的植被结构特征影响着巢卵被捕食率（Martin & Roper，1988；Clark，1999）。Martin（1993）提出了巢址选择的两种假说：第一种假说，是总叶数假说（the total-foliage hypothesis），认为巢的被捕食风险，随着植被数量特征（如植被高度、植被盖度）的增加而减小。植被数量特征高度的增加，使得捕食者发现巢的难度增加。第二种假说，是潜在被捕食假说（the potential-prey hypothesis），认为巢的被捕食风险，随着独特的植被数量特征（如，较偏爱的植物或遮挡物）密度的增加而减小。潜在被捕食假说，只有在地面巢建立在独特的植被类型相对当地景观较稀少的情况下才能发生（Schmidt & Whelan 1998）。这两种假说的区别在于，总叶数假说与巢周围总的植被数量特征有关，而潜在被捕食假说只与巢周围的特有植被数量特征有关。另外，巢址选择除了与被捕食风险有关，还与巢的小气候有关，即热隔离假说（thermal-refuge hypothesis）（Lusk et al，2003）。该假说认为，对于胚胎的最佳的发育，卵的孵化必须要求一个特定的环境，巢结构的覆盖物可以提供巢的热量平衡，并且能够维持巢的温度，或者为胚胎的发育提供一个稳定的热环境。Zhao et al（2004）的研究表明，角百灵（*Eremophilaa lpestris*）选择巢址的对策恰与总叶面假说和潜在被捕食假说的预测相反，其大多数巢都建立在植被高度和覆盖度相当低的草甸的地面上，并且巢周围没有庇护所或遮挡物。小云雀（*Alauda gulgula*）大多数巢建立在植被高度和覆盖度比较高的草甸地面上，并且巢的周围有较多数量的庇护或遮挡物。这样的植被条件增加了巢的安全性和捕食者发现巢的难度，降低了巢的被捕食风险。小云雀的巢址选

择对策趋向于总叶数假说，这一结果与 Lusk et al (2003) 关于云雀（*Chondestes grammacus*）的研究结果相反。

作为选择，巢址和巢的小气候关系与巢的被捕食比较，更加密切。生活在青藏高原高寒草甸的角百灵的巢只能分散一天太阳辐射的 7.8%，而小云雀的巢能分散一天太阳辐射的 65.39%（Zhao & Zhang, 2004）。这说明角百灵对太阳的辐射能利用大于小云雀。两者巢的微环境对光能分散的差异，进一步说明角百灵的巢址和巢结构有利于光能的利用，不支持热量隔离假说。从巢内外温度来看，角百灵巢内温度显著高于巢外温度（Zhao et al, 2002）。而小云雀巢内温度低于巢外温度，但不显著；早晨和傍晚巢内温度显著高于巢环境，正午巢内温度显著低于巢外（Zhao et al, 2002）。表明小云雀的巢环境和巢结构有利于巢的热量平衡，支持热量隔离假说。因此，青藏高原鸟类的巢址选择与青藏高原生境和气候条件息息相关，通过对热源的不同利用来应对高寒草甸特殊的植被条件（低矮、垂直层次发育差等），减弱栖息地的竞争（Zhao & Zhang, 2004）。鸟类在巢址选择上存在着一种代价和利益的权衡关系，巢址选择是捕食压和热条件共同作用的结果（Zhao & Zhang, 2004）。

1.3　亲代投资

巢材的运输反映了亲鸟对筑巢活动的投资，是繁殖投入的重要组成部分。因此，巢材重与亲鸟体重之比可以反映出筑巢活动投资的高低。百灵科鸟类的地面开放式巢的巢材的重量大约是亲鸟体重的 1/2，而褐背拟地鸦的地下封闭巢的巢材重约为亲鸟体重的 5 倍以上，其余种类都在两者之间（Zhang, 1982）。如此不同的投资差异是鸟为满足胚胎和幼鸟迅速生长发育的必要条件下，各种生物学特征的协调结果。

总之，不管巢结构和巢特征变化有多大，都反映了所有鸟种的巢址选择是在安全和隔热两种基本条件之间权衡（Zhao & Zhang, 2004）。在捕食压力和种间竞争作用下，青藏高原高寒草甸雀形目鸟类通过选择不同的巢址和利用不同的材料来满足幼鸟发育和安全的需要。

2　窝卵数

窝卵数代表了亲鸟现在繁殖和将来繁殖数量之间的折中，与子代的“质”和“量”之间的折中，是生活史进化理论的主要组成部分。Lack（1947, 1948）认为，雀形目鸟类应该产生能成功喂活到繁殖年龄的最大数量子代的窝卵数。如果窝卵数是可遗传的，那么，一个种群中的最大生产力窝卵数将等于常见窝卵数（分布频率最大）。因此，该假说包括两部分实质性内容：(1) 窝卵数是由亲鸟获得饲喂幼鸟食物的最大能力决定的；(2) 常见窝卵数（平均窝卵数）代表了最大生产力窝卵数。为了证明该假说的合理性，Zhao et al（2002）和 Zhang et al（2003）对高寒草甸雀形目鸟类窝雏数的实验结果表明，虽然小云雀和黄嘴朱顶雀（*Acanthis flavirostris*）的幼鸟对窝雏数增加的响应方式不同，但是增加窝雏数后不是幼鸟的质量（生长参数）下降，就是成体的繁殖投入（递食率）增加。如：小云雀表现出亲鸟投入增加，幼鸟质量不变；而黄嘴朱顶雀表现出亲鸟投入不变，幼鸟质量下降（Zhang et al, 2003）。小云雀和黄嘴朱顶雀的常见窝卵数（最大分布频率窝卵数）分别为 3 和 5 枚，即 Lack 假设中代表最大生产力窝卵数。这一结果支持了 Lack 假说，也就是，常见窝卵数就是最大生产力窝卵数。完全符合“质”与“量”之间的折中关系。

大多数研究者的实验结果，是常见窝卵数比最大生产力和最适窝卵数小（Aslenmo, 1979; Biflsma, 1982; Bryant, 1979; DeSteven, 1980; Murphy, 1978; Smith, 1981; Stearns, 1992）。造成这种差异的原因之一，是这些实验都是用习惯巢箱的洞穴鸟作为观察对象的，这些巢排除了天敌和人为干扰造成的失败因素，是对亲鸟饲喂能力的检验。亲鸟根据自身窝卵数事先设计巢的大小：过大，材料浪费并影响卵温效果；过小不利雏鸟生长，巢与窝雏数是相互匹配的。因此，除了鸟种自身的差异外，巢箱增加了繁殖成功率（不但可以防止捕食者和寄生者的袭击，也使巢的容积得以扩展），抵消了增加额外窝雏后的价值效应或模糊不清。Zhao et al（2002）和 Zhang et al（2003）的实验结果证实了上述结论。在实验中多数育雏失败都是由于巢的容积有限，随着雏鸟个体的增大，附加雏被挤出巢外，因缺少亲鸟照顾而受损失，如小云雀，5 个附加窝都失败，失败的直接原因是巢容积过小，导致雏鸟被挤出并冻死。这说明巢容积是附加窝失败的直接原因（Zhang et al, 2003）。如大山雀（*Parus major*）能喂活 10 只以上的雏鸟，在自然巢中是难

以想象的。任何鸟巢大小与产卵数是匹配的，附加雏鸟数超过自然窝卵数后，随着雏鸟年龄的增长，个别幼鸟被挤出巢外。但是，巢箱就不存在这个问题。因此，作者认为在检验 Lack 假说时，采用自然窝巢为好。

3 育幼行为

动物的育幼形式包含无双亲照顾、单亲照顾、双亲共同育幼等多种形式。它的多样化是受环境条件影响的结果，其进化因子是复杂的。这些因子包括环境季节性、繁殖季节长短、资源可预测性及竞争间相关性程度等，并以一种相互作用的方式影响其进化。当卵和幼仔面临灾难性环境，如捕食、寄生、同种间竞争强度大时，表现出相对大的卵、胎或其他生育形式。卵保护、幼仔饲喂的不同方式都是对这类环境的响应。对 10 余种高寒草甸雀形目鸟类的研究发现，它们都为一雌一雄的单配制及两性共同育幼（Zhao et al，2003），但两性之间的育幼程度和分配方式各不相同（Zhang，1982；Zhao et al，2003；Zhao，2005）。按雄性在孵卵期的投资方式不同，大致可分为 3 类：防御型：雌性坐巢抱卵，雄性保卫，如角百灵；情饲型：雌性坐巢，雄性喂雌，如黄嘴朱顶雀、褐背拟地鸦（*Preudopodoces humilis*）；雌雄性轮流坐巢型：如黄头鹡鸰（*Motacilla cinerea*）。这 3 种类型最明显的特征是雄性的“情饲”与“防御”两种行为任选其一，即有防御无情饲；有情饲无防御，如黄头鹡鸰与角百灵无情饲行为，但有防御行为，而朱顶雀与地鸦有情饲而无防御行为。

有关“情饲”行为进化，有 3 种假说：（1）“维持婚约”假说，认为“情饲”是维持婚约的象征性行为。如果此假说成立，鸟类在孵卵期间的“情饲”行为就对繁殖成功影响不大。（2）“雄性质量”假说，认为“情饲”是雄性搜集食物能力的炫耀。如果此假说成立，“情饲”行为对繁殖成功不应该有太大影响。（3）“雌性营养”假说，是指雌性孵卵期间需要食物补充，如果此假说成立，“排除情饲”行为，将会影响雌性繁殖后的成活及繁殖成功。通过对高寒草甸雀形目鸟类育幼行为的研究，Zhang（1999）提出第 4 种假说：“情饲”与“防御”是为了使繁殖成功率达到最大而作出的一对两者选一的“折衷”响应，是由捕食压力和环境波动两种协迫因子分别起作用的结果。当巢的被捕食压力是影响繁殖成功最重要的因子时，选择巢“防御”；当卵受气温的波动是影响繁殖成功最主要的因子时，选择“情饲”。“防御”和“情饲”都是雄性付出的附加投资，剔除任何一种雄性在这方面的作用都将导致繁殖失败。

4 雏鸟生长发育

雏鸟在生长发育过程中可能会遇到各种内外因素的影响。内在因素主要有成鸟提供食物的能力、同胞之间的竞争；外在因素主要是巢捕食。巢捕食又与巢环境有着一定的必然联系，即巢邻近地域的植被结构特征影响巢被捕食的概率（Martin & Roper，1988；Clark，1999）。为了降低巢被捕食的概率，各种鸟采取的应对措施不同。如晚成鸟雏鸟选择快速生长的进化模式，从而减少了卵和雏鸟暴露于捕食者的时间及被捕食风险。这可以从洞穴巢和开放巢的雏鸟的生长速度不同（Deng & Zhang，1990，1994）和对不同捕食风险的近缘物种的研究结果得到证实（Deng & Zhang，1990，1994）。另外，Zhang & Deng（1991）认为快速生长是对繁殖季节短的适应。然而，对快速生长进化这种模式最好的解释是 Zhao & Zhang（2005）的研究结果：巢捕食和营巢类型显著影响各生长期占雏期比例和各生长期体重积累占离巢时体重的比例，即高寒草甸 10 种常见的雀形目鸟类对巢捕食和营巢类型的响应主要表现在渐增期的长短不同，巢捕食概率较低的种类（如褐背拟地鸦、白腰雪雀等）具有较长的渐增期，而较高的种类（如角百灵、小云雀）具有较短的渐增期；巢较安全的种类，其渐增期体重积累占离巢时体重的比例较高。由于巢捕食的影响，在青藏高原雀形目雏鸟生长过程中的渐增期是一个可塑的阶段。在青藏高原高寒草甸雀形目鸟类中，窝卵数影响缓增期的体重积累比例，而不影响快增期和渐增期的体重积累比例；不影响缓增期的延长，但是影响快增期和渐增期的延长（Zhao & Zhang，2005）。

雏鸟根据食物条件（如食物丰富度和质量）来调整生长率或者调整达到发育结束的时间，其发育过程是可塑的（Smith-Gill，1983；Schew & Ricklefs，1998）。根据这一点，Bohman（1955）提出了补偿性生长假说，即在生长前期由于环境波动引起食物资源匮乏而导致后期有一个加速生长的阶段。补偿性生长主要指蛋白质、矿物质和水的增加。从

补偿性假说可以看出，生长前期的体重积累与后期的生长率存在着一定的负相关，也就是说：较小生长前期体重积累比例将导致后期一个较高的生长率。迄今为止，补偿性生长还没有在晚成鸟雏鸟的生长中得到证实。Sckew & Ricklefs（1998）认为在鸟类中是否发生补偿性生长，主要取决于在一定条件下雏鸟的生长率是怎样变化的。然而，已报道的文献显示，晚成鸟雏鸟的生长和发育是一个变化较小、相对稳定和固定的阶段（Lack & Lack，1951；Ricklefs，1976；Bryant，1978；Emlen et al，1991）。高寒草甸10种雀形目鸟类雏鸟前期的食物条件不影响后期的生长率，而是影响后期生长期的长短，晚成鸟雏鸟的发育模式是相对固定的，不存在补偿性生长（Zhao & Zhang，2005），但是生长期长短是可变化的（Zhao et al，2002）。

5　繁殖生产力

生产力是生活史特征与环境因子相互作用的结果，也是组成生命表的依据。Ricklefs & George（1977）分析了不同地区窝卵数、种群繁殖季节长短、繁殖成功率及营巢周期等因子对生产力的影响，认为不同地区起主要作用的因子不尽相同。随着纬度升高，一方面，窝卵数增加，繁殖周期延长，倾向于高的生产力；另一方面，繁殖季节却随之缩短，倾向低的生产力。青藏高原北部高寒草甸地处温带，10种雀形目鸟类的平均繁殖生产力为2.80，比温带地区的相应值低（Zhang et al，2000），其决定因子是种群繁殖季节长短和窝卵数。高寒草甸海拔高、气候严酷，可利用的食物资源有严格的时间限制，因此，大部分鸟类一年只繁殖一次，如褐背拟地鸦、黄嘴朱顶雀等。窝卵数存在着两种趋势：筑地面开放巢的种类，易遭天敌袭击，所以窝卵数低，营巢周期短，有争取第二次繁殖机会和提高幼鸟存活率的倾向；筑洞穴或半洞穴巢鸟类，巢相对安全，营巢周期长，只有一次繁殖机会，所以窝卵数较大。较低的平均生产力则是低繁殖率和高存活率，高繁殖率和低存活率这两种趋势共同作用的结果。

6　繁殖对策

根据种群进化对策理论，在稳定、匀质环境中，自然选择应偏向低繁殖率和高竞争力的k－选择对策的物种进化；在季节性的可变环境中，则偏向高繁殖率和短寿的r－选择对策的物种进化。r－选择是一种不确定性的机会主义策略，只有在环境随机变化不可预测的条件下易执行。任何有机体的窝卵（仔）数是环境平均特征与遗传特征相互作用下的自然选择结果。青藏高原海北高寒草甸为典型的异质性环境，虽然纬度处于温带，但海拔高，气温低，风大，环境结构简单及季节变化明显。环境的严酷性主要表现在有利于生物繁殖的季节短暂（大约100天），有利于高繁殖率种类的进化。然而，根据以前的研究结果，与温带其他小型雀形目鸟类的繁殖率相比，青藏高原高寒草甸雀形目鸟类繁殖率较低，并且没有年间变化（Zhang & Deng，1991；Zhang et al，2003），如84窝小云雀的平均窝卵数是2.98，68窝黄嘴朱顶雀的平均值是4.50。每对繁殖鸟每年贡献给种群的新成员大约是1.07～3.27只/对（Zhang & Deng，1991）。这种稳定而较低的繁殖率、少数种类的高密度（小云雀1.22只/hm^2；朱顶雀0.47只/hm^2）、留鸟占50%（Zhang & Deng，1986）及适应此环境的鸟种类少而数量大（Zhang & Deng，1986）等特征表明，青藏高原高寒草甸雀形目鸟类比较符合k－选择策略。

Zhang & Deng（1991）通过对青藏高原北部高寒草甸8种雀形目鸟类的15种繁殖参数的定量分析后认为，在高寒草甸生态因子多变的环境下，鸟类的繁殖方式向着两个方向进化：一支在较弱的外界因素影响下，向着增加自身能力的方向进化；另一支在因受外界环境条件影响下（如天敌的捕食），向减少一次投资的风险，增加繁殖次数方向进化。根据这两支进化方向，在巢型的变化谱上将高寒草甸雀形目鸟类繁殖方式划分为3种：一是低繁殖率高存活率，如角百灵、小云雀；二是高繁殖率低存活率，如褐背拟地鸦；三是介于前两者中间，如黄嘴朱顶雀、黄头鹡鸰（*Motacilla citreda*）。采用第一种繁殖方式鸟类，其大多数在地面筑巢，巢结构简单、开放，易受天敌侵袭。因此，窝卵数小、生长发育迅速。这种繁殖方式的特点是：在巢的成功率受到天敌威胁时，亲鸟将降低最初投资，剩余繁殖价值较大（Zhao，2005）。当第一次繁殖失败或结束后，一方面亲鸟还有时间和能量进行再投资（Zhang et al，2000），有可能做第二次繁殖尝试；另一方面，部分性成熟早的幼鸟也参加繁殖（实验中观察到）。于是，整个种群显示出较弱的第二次繁殖高峰（Zhang，1982；Zhao & Zhang，2004）。

采用第二种繁殖方式鸟类，其营巢环境稳定、安全，受天敌影响较小，因环境封闭、潮湿，易遭寄生动物侵袭；受亲鸟提供食物条件的限制，幼鸟死亡较高；由于繁殖周期长，没有第二次繁殖的机会 (Zhang & Deng，1991；Zhang et al，2000)。采用第三种繁殖方式的鸟类，其营巢周期短，捕食引起的死亡率较高，窝卵数居另外两种繁殖方式中间；但是由于食物的强季节性，使其只有一次繁殖机会 (Zhang & Deng，1991；Zhang et al，2000)。

由此看出，由于高寒草甸雀形目鸟类的繁殖环境不同（如适合鸟类繁殖的季节长短、捕食和食物的资源），其相应对策也不同。根据繁殖开始时间、窝卵数、生长率及食物的可利用性等特性的不同，笔者初步提出高寒草甸雀形目鸟类的两种繁殖对策：以角百灵为代表的逐步投资对策和以褐背拟地鸦为代表的一次投资对策。

7 结束语

综上所述，通过近十几年对巢特征和巢结构变化的研究，得出青藏高原高寒草甸雀形目鸟类巢的连续变化谱，即从开放到封闭，从地下到地上。在此连续变化谱上，对巢址选择、窝卵数进化、雏鸟生长发育以及亲代育幼行为进行比较研究后，认为高寒草甸雀形目鸟类受适合繁殖季节、食物资源和捕食压力等的影响，要么选择逐步投资对策，要么选择一次投资对策，每个种群的常见窝卵数就是最适窝卵数。特别值得一提的是，这些研究结果是在自然巢基础上，通过实验处理比较得出的。

笔者虽然在高寒草甸雀形目鸟类的繁殖生态学方面取得了一些成果，但由于其中大多数是通过表型认识而来，未做非常系统的研究。因此，对阐明青藏高原雀形目鸟类的适应意义而论，仅是个开端。为了更好地评价高原鸟类的适应机制，应该从以下3个方面开展研究：(1) 研究亲－子通讯行为的进化和稳定性，提出适应高寒草甸雀形目鸟类的亲－子间的通讯行为的假设。根据鸟巢结构的变化可知，高寒草甸雀形目鸟巢存在着从开放到封闭的变化梯度，巢暴露在地面上的种类完全靠视觉通讯（如百灵科雏鸟的乞鸣声会带来巢被捕食者袭击的风险）；巢建在封闭洞穴处的种类只能靠听觉通讯（如褐背拟地鸦、雪雀等雏鸟在出壳前在卵中就开始鸣叫），因为巢环境黑暗，视觉信号无法起作用。因此，作者认为从强视觉到强听觉信号这个两极端之间应该有连续的过渡类型。这种变化是由巢环境隐蔽或暴露程度决定的，这种信号的发生是不同环境压力作用的结果。前者进化的选择压力是巢被捕食作用；后者是巢环境的视觉障碍。因此，通过对高寒草甸雀形目鸟类亲－子通讯行为研究，可以得到在巢环境特征变化梯度（开放到封闭）上的亲－子通讯方式（从视觉信号到听觉信号发育）的转变谱。(2) 建立在巢环境特征变化梯度上的生命表，找出决定适合度的生命表参数（繁殖率和存活率）的因果关系。(3) 测定在巢环境特征变化梯度上的生态领域变化。在这3项中第2项研究是最为重要的。通过这些内容的研究，进一步揭示高寒草甸鸟种生活史的多样性和适应策略，预报全球变化对高原鸟类的繁殖及生活史的影响。

参考文献：

Aslenmo C. 1979. Reproductive effort and return rate of male *Pied flycatchers* [J]. *Amer Natur*, **114** (3): 748－753.

Biflsma RG. 1982. Breeding season, clutch size and breeding success in the bullfinch *Pyrrhula pyrrhula* [J]. *Ardea*, **70** (1): 25－30.

Bohman VR. 1955. Compensatory growth of beef cattle: The effect of hay maturity [J]. *J Anim Sci*, **14** (2): 249－255.

Bryant DM. 1978. Environmental influences on growth and survival of nestling house matins *Delickon urbica* [J]. *Ibis*, **120** (2): 271－283.

Bryant DM. 1979. Reproductive costs in the house martin (*Delichon urbica*) [J]. *J Anim Ecol*, **126** (1): 63－71.

Clark RG, Shutler D. 1999. Avian habitat selection: Pattern from process in nest-site use by ducks [J]. *Ecology*, **80** (1): 272－287.

Cody ML. 1985. Habitats Selection in Birds [M]. London: Academic Press.

Deng HL, Zhang XA. 1990. Studies of nestling growth of 3 lark species in alpine meadow [J]. *Acta Biol Plat Sin*, **9**: 85－97. [邓合黎，张晓爱. 1990. 高寒草甸三种百灵科雏鸟生长的研究. 高原生物学集刊, **9**: 85－97.]

Deng HL, Zhang XA. 1994. A comparative study on nestling growth of 4 species of passerines in alpine meadow [J]. *Acta Biol Plat Sin*, **12**: 155－160. [邓合黎，张晓爱. 1994. 高寒草甸四种雀形目鸟类生长的比较研究. 高原生物学集刊, **12**: 155－160.]

DeSteven D. 1980. Clutch size, breeding success and parental survival in the tree swallow *Iridoprocne bicolor* [J]. *Evolution*, **34** (3): 278－291.

Emlen ST, Wrege PH, Demong NJ, Hegner RE. 1991. Flexible growth rates in nestling White-fronted bee-eaters: A possible adaption to short-term food shortage [J]. *Condor*, **93** (3): 591－597.

Lack D. 1947. The significance of clutch size, Part Ⅰ and Ⅱ [J]. *Ibis*, **89** (2): 302－352.

Lack D. 1948. The significance of clutch size, Part Ⅲ [J]. *Ibis*, **90**

(1): 24-50.

Lack D, Lack E. 1951. The breeding biology of the swift *Apus apus* [J]. *Ibis*, **93** (3): 501-546.

Lusk JJ, Wells KS, Guthery FS, Fuhlendorf SD. 2003. Lark sparrow nest-site selection and success in a mixed-grass prairie [J]. *Auk*, **120** (1): 120-129.

Martin TE, Roper JJ. 1988. Nest predation and nest site selection of a western population of the hermit thrush [J]. *Condor*, **90** (1): 51-57.

Martin TE. 1993. Nest predation and nest sites: New perspectives on old patterns [J]. *BioScience*, **43** (3): 523-532.

Mertens JAL. 1977. Thermal conditions for successful breeding in great tits *Parus major* [J]. *Oecologia*, **28** (1): 1-29.

Murphy EC. 1978. Seasonal variation in reproductive output of house sparrows: The determination of clutch size [J]. *Ecology*, **59** (5): 1189-1199.

Ricklefs RE, George B. 1977. Components of avian breeding productivity [J]. *Auk*, **94** (1): 86-96.

Ricklefs RE. 1979. Adaption, constraint, and compromise in avian postnatal development [J]. *Biol Rev Cam Phil Soc*, **54** (2): 269-290.

Schew WA, Ricklefs RE. 1998. Developmental plasticity [A]. In: Starck JM, Ricklefs RE. Avian Growth and Development: Evolution within the Altricial-precocial Spectrum [M]. Oxford: Oxford University Press, 288-304.

Schmidt, KA, Whelan CJ. 1998. Predator-mediated interactions between and within guilds of nesting songbirds: Experimental and observational evidence [J]. *Amer Natur*, **152** (3): 393-402.

Smith J. 1981. Does fecundity reduce survival in song sparrows [J]. *Evolution*, **35** (7): 1142-1148.

Smith-Gill SJ. 1983. Developmental plasticity: Developmental conversion versus phenotypic modulation [J]. *Amer Zool*, **23** (1): 47-55.

Stearns SC. 1992. The Evolution of Life Histories [M]. New York: Oxford University Press.

Yang FT. 1982. A general view of the natural geography in the region of the research station of northern Qinghai [J]. *Alpine Meadow Ecosystem*, **1**: 1-8. [杨福囤. 1982. 高寒草甸生态系统定位站自然概况. 高寒草甸生态系统, **1**: 1-8.]

Zhang XA. 1982. Studies on breeding biology of 10 species of passerine bird in alpine meadow [J]. *Acta Zool Sina*, **28** (2): 190-199. [张晓爱. 1982. 高寒草甸十种雀形目鸟类繁殖生物学的研究. 动物学报, **28** (2): 190-199.]

Zhang XA, Deng HL. 1986. Seasonal variations of the avian community structure of the alpine meadow at the Haibei region [J]. *Acta Zool Sin*, **32** (2): 180-188. [张晓爱, 邓合黎. 1986. 青海省海北地区高寒草甸鸟类群落结构的季节变化. 动物学报, **32** (2): 180-188.]

Zhang XA, Deng HL. 1991. Paimary analysis of clutch size and breeding strategy for passerine birds in alpine meadow [J]. *Alpine Meadow Ecosystem*, **3**: 189-197. [张晓爱, 邓合黎. 1991. 高寒草甸雀形目鸟类的窝卵数及繁殖对策的初步分析. 高寒草甸生态系统, **3**: 189-197.]

Zhang XA. 1999. Parents care evolution of birds [J]. *Bull Biol*, **34** (3): 12-13. [张晓爱. 1999. 鸟类育幼行为进化. 生物学通报, **34** (3): 12-13.]

Zhang XA, Zhao L, Liu ZH. 2000. Breeding productivity of passerine birds in alpine meadow in northern Qinghai [J]. *Acta Zool Sin*, **46** (3): 265-270. [张晓爱, 赵 亮, 刘泽华. 2000. 青海海北高寒草甸地区雀形目鸟类的繁殖生产力. 动物学报, **46** (3): 265-270.]

Zhang XA, Zhao L, Liu ZH, Yi XF. 2003. Manipulating brood size experiments of two species passerine birds-testing Lack's hypothesis [J]. *Acta Ecol Sin*, **23** (4): 657-664. [张晓爱, 赵 亮, 刘泽华, 易现峰. 2003. 两种雀形目鸟类的窝雏数处理实验: 检验 Lack 假说. 生态学报, **23** (4): 657-664.]

Zhao L, Zhang XA, Li MC. 2002. Effects on nestling growth by brood manipulation in two passerine birds [J]. *Chin J Zool*, **37** (3): 6-8. [赵 亮, 张晓爱, 李明才. 2002. 窝雏数处理对两种雀形目幼鸟生长的影响. 动物学杂志, **37** (3): 6-8.]

Zhao L, Zhang XA, Li LX. 2002. Incubating behavior of the horned lark and small skylark [J]. *Acta Zool Sin*, **48** (5): 695-699. [赵 亮, 张晓爱, 李来兴. 2002. 角百灵和小云雀的孵化行为. 动物学报, **48** (5): 695-699.]

Zhao L, Liu ZH, Zhang XA, Yi XF, Li MC. 2003. Feeding nestling in twite *Acanthis flavirostris* in the haibei alpine meadow, Qinhai [J]. *Zool Res*, **24** (2): 137-139. [赵 亮, 刘泽华, 张晓爱, 易现峰, 李明才. 2003. 青海海北高寒草甸地区的黄嘴朱顶雀的亲鸟递食率. 动物学研究, **24** (2): 137-139.]

Zhao L, Zhang XA. 2004. Nest-site selection and competition coexistence of horned lark and small skylark [J]. *Acta Zool Sin*, **25** (3): 198-204. [赵 亮, 张晓爱. 2004. 角百灵和小云雀的巢址选择与竞争共存. 动物学研究, **25** (3): 198-204.]

Zhao L. 2005. Behavioral responses of two species passerine to predation risk during breeding period [J]. *Acta Zool Sin*, **26** (2): 113-117. [赵 亮. 2005. 繁殖期两种百灵科鸟类对捕食风险的行为响应. 动物学研究, **26** (2): 113-117.]

Zhao L, Zhang XA. 2005. Effects of nest type, nest predation and clutch size studies on growth period for passerine birds in alpine meadow [J]. *Acta Zool Sin*, **26** (2): 129-135. [赵 亮, 张晓爱. 2005. 营巢类型、巢捕食和窝卵数对高寒草甸雀形目雏鸟生长期的影响. 动物学研究, **26** (2): 129-135.]